N° 10. **Käthi Wirz**, Basel. — Die Bedeutung der cerebralen Indexformel bei Säugetieren.

Die Ermittlung der Indexformel des Gehirns, die uns ein Mass des Cerebralisationsgrades gibt, liefert einen Beitrag zum allgemeinen Problem des Entwicklungsgrades, der Ranghöhe einer Tierform oder Tiergruppe. Unter Ranghöhe verstehen wir meistens die Stellung einer Tierart im System. Die Kriterien zur Bestimmung der Ranghöhe sind verschiedene. Eines der wichtigsten unter ihnen ist der Ausbildungsgrad des Gehirns, die Cerebralisation.

V. Franz (1924) definiert Ranghöhe folgendermassen: Die Höhe eines Organismus hängt vom Grad seiner Vervollkommnung ab. Eine Tierform hat dann einen hohen Grad von Vervollkommnung erreicht, wenn sie zugleich zentralisiert und differenziert ist. Diese Art der Vervollkommnung nennt Franz *Elevation*. Die Cerebralisation gibt uns ein Mass zur Bestimmung der morphologischen Wertigkeit des Gehirns, nicht aber ein Mass zur Bestimmung der Elevation eines Typus, denn Cerebralisation ist nur ein Ausdruck der Zentralisierung und nicht zugleich der Differenzierung im Sinne von Franz.

Die grundlegenden Arbeiten über Cerebralisation bei Säugetieren sind diejenigen von Dubois (1897). Er gelangte zur Aufstellung einer Formel: $e = cs^r$, wobei e das Hirngewicht, s das Körpergewicht, r den Relationsexponenten und c den Cephalisationsfaktor bedeutet. Das Hirngewicht ist demnach eine Funktion von „Körpergrösse" (s^r) und Cerebralisation (c). Der Relationsexponent stellt nach Dubois eine konstante Grösse dar. Er beträgt $r = 0{,}56$. Das Hirngewicht und das Körpergewicht können direkt bestimmt werden. Auf Grund der Werte von c, dem Cephalisationsfaktoren, die für jede Tierart berechnet werden können, konnte Dubois eine Rangordnung für Säugetiere aufstellen. Die Untersuchungen, die in der Zoologischen Anstalt in Basel seit einigen Jahren durchgeführt werden, zeigen dass der Relationsexponent bei Vögeln, entgegen den Annahmen von Lapicque (1907), dessen Arbeiten auf den Resultaten von Dubois basieren, keine konstante Grösse darstellt. Dasselbe konnte ich bei Säugertieren feststellen. Der Relationsexponent stellt eine sehr variable Grösse dar, die zu

interpretieren zur Zeit noch nicht möglich ist. Durch den Nachweis der Inkonstanz des Relationsexponenten aber wird eine Berechnung des Cephalisationsfaktors als Vergleichswert sinnlos. Die Duboissche Formel zur Ermittlung des Cerebralisationsgrades ist somit unbrauchbar geworden. Mit ihr aber verlieren zugleich alle Folgerungen, die auf der Annahme der Konstanz des Relationsexponenten beruhen, ich denke hier vor allem an die Arbeiten von Lapicque und Brummelkamp, jede Bedeutung.

Von der Überlegung ausgehend, dass das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Hirnteile etwas über den Differenzierungsgrad einer Tierform aussagen müsste, ist in der Folge versucht worden, auf einem anderen Wege zur Ermittlung der Rangordnung bei Säugetieren zu gelangen. Um den Ausbildungsgrad der verschiedenen Hirnteile bei den Tierarten vergleichend messen zu können, müssen wir einen Bezugswert haben, der Ausdruck einer möglichst elementaren Funktion von Hirn- und Körpergewicht ist. Diesen Hirnteil finden wir im Elementarapparat des Gehirns. Ihm wird der Integrationsapparat gegenüber gestellt. Es ist praktisch unmöglich, den Elementarapparat vom Integrationsapparat zu lösen, wir können nur die hauptsächlichsten Integrations*orte* abtrennen, nicht aber die ihnen zugehörigen Faser- und Schaltsysteme. Wir müssen also nach einem anatomisch fassbaren Hirnteil suchen, der ausser dem Elementarapparat noch die Faser- und Schaltsysteme des Integrationsapparates in sich einschliesst. Diesen Hirnteil finden wir im Stammrest (Portmann 1942). Dieser Stammrest umfasst bei den Säugetieren das Myelencephalon, die basalen Teile des Metencephalon, das Mesencephalon und das Diencephalon. Ihm werden gegenüber gestellt die drei Integrationsorte verschiedener Wertigkeit, Neopallium, Rhinencephalon und Cerebellum. Die Gewichtswerte dieser drei Integrationsorte werden durch den Wert des Stammrestes geteilt. Die sich ergebenden Quotienten sind die *Indices*. Diese Indexwerte aber sind anfechtbar, weil im Stammrest, dem Bezugswert, selber Anteile des Integrationsapparates enthalten sind. Wir dürfen nun aber annehmen, dass im Stammrest der nach allen Kriterien der Morphologie, Embryologie und Palaeontologie archaischsten Säugergruppe, der Insectivora, die Anteile des Integrationsapparates am geringsten sind. Die Gerade, die die einzelnen Stammrestwerte der Insectivora im logarithmischen Koordinatensystem miteinander verbindet, bildet daher unsere Bezugsgerade.

Auf dieser Linie liegt für jede Körpergrösse ein bestimmter Stammrestwert, derjenige Wert nämlich, den eine Tierform als eigenen Stammrest besässe, wenn sie den Insectivora angehören würde. Diese Stammrestwerte nennen wir Grundzahlen (PORTMANN 1942). Die Indices werden nun mit diesen Grundzahlen bestimmt. Wir können auf dieser Basis ausser den erwähnten Indices auch einen Stammrest-Index ermitteln. Er wird ein Ausdruck des Anteils der Neuhirnbahnen sein, zugleich aber mitbestimmt werden durch gewisse vegetative Zentren, die sich innerhalb der Säugetiere verschieden verhalten. Das Neopallium ist das Zentrum der höchsten Integrationsorte. Seine Masse darf weitgehend als Mass der cerebralen Differenzierungshöhe des Gehirns gelten. Der Riechhirn-Index stellt für uns das einzige Zahlenmass der Sinnesorganisation eines Tieres dar. Die Ausbildung des Riechhirns steht derjenigen des Neopalliums entgegen. Formen mit grossem Riechhirn zeichnen sich durch einen geringen Neopallialanteil aus und sind als nieder stehend zu taxieren. Die Ausbildung des Cerebellums hängt vor allen Dingen von der Bewegungsart einer Tierform ab.

Wir messen den Grad der Cerebralisation, d. h. also der Zentralisation des Gehirns nicht nur mit einer einzigen Zahl. Wir bestimmen eine „Indexformel", die einen morphologischen Wert besitzt, ähnlich dem einer Zahnformel, und die jeden, der im einzelnen mit der Wertigkeit der Hirnteile bei Säugetieren vertraut ist, sofort eine erste Entscheidung über die Stellung einer Tierart treffen lassen. Der Cerebralisationsgrad gibt uns ein Mass der Zentralisierung, das eine genau bestimmbare Grösse darstellt und so einen objektiven Masstab für die vergleichende Beurteilung der Säugetiere ergibt. Darin sehen wir die Bedeutung der Indexformel. Die Indices liefern einen wesentlichen Beitrag zur Taxierung der psychischen Leistungsfähigkeit der einzelnen Tierformen und Tiergruppen.

Wenn wir den Grad der Cerebralisation vergleichen mit den allgemein bekannten morphologischen Kriterien, die hier nicht diskutiert werden, so kommen wir zum wichtigsten Resultat, dass gesteigerte Cerebralisation bei den heute lebenden Säugetieren auf allen Stufen der Differenzierungshöhe vorkommt.

Die bedeutsamsten dieser Stufen sollen hier charakterisiert und durch Beispiele belegt werden (Tabelle). Zur ersten Gruppe gehören alle Tierformen, die den primären Zustand repräsentieren. Es sind

Formen von niedriger Gesamtorganisation ohne Spezialanpassung. Sie sind durch ausgesprochen niedere Indices gekennzeichnet. Hieher zählen viele Insectivoren, die Mäuseartigen unter den Nagern, der Klippschliefer, Tragulus und die Suidae unter den Huftieren. Die zweite Gruppe umfasst ebenfalls Formen von niedrigem Gesamtcharakter aber von spezialisierter Lebensweise. Zu ihnen gehören die Edentata, die sich durch einen auffällig hohen Riechhirnindex kennzeichnen. Zu dieser Gruppe sind auch die Fledermäuse zu rechnen. In der dritten Gruppe sind Tierformen vereinigt, die bei niedriger Gesamtorganisation eine verglichen mit andern Vertretern ihrer Ordnung hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Es sei hier vor allem auf die Stellung der Sciuridae hingewiesen. Sie werden von den Systematikern an die Basis der Nagetiere gestellt. Ihrer Hirnausbildung nach hingegen sind sie weit höher zu stellen, als etwa die Muridae und die Cricetidae, die von den Hörnchenartigen abstammen. Zur vierten Gruppe gehören Tierformen, die von hoher Gesamtorganisation sind, sich aber durch viele primäre Merkmale auszeichnen, und die eine hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Hierher gehören die Bären. Sie sind die höchst cerebralisierten Landraubtiere. Hieher gehören aber auch die Kamele, die von den Systematikern allgemein als archaisch und tiefstehend bezeichnet werden. Sie haben in ihrer Gehirnausbildung die Spitzengruppe der Artiodactyla, die Bovidae überflügelt. Ferner müssen wir den Elefanten, eine ausserordentlich hoch cerebralisierte Form und die Simia in diese Gruppe einreihen. Die fünfte Gruppe umfasst nur eine einzige Familie, die Bovidae. Es sind dies Formen von ausgesprochen hoher Gesamtorganisation. Sie werden auf Grund triftiger morphologischer Erwägungen an die Spitze der Paarhufer gestellt. Ihre Cerebralisationsstufe aber ist als relativ nieder zu bezeichnen. In der sechsten Gruppe endlich sind diejenigen Formen vereinigt, die bei hoher Gesamtorganisation eine hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Diese Formen entsprechen der Franzschen Definition der Elevation. Hieher gehören die Felidae, die, darauf sei hier noch besonders hingewiesen, auf einer tieferen Cerebralisationsstufe stehen als die Huftiere. Dies widerlegt die allgemeine Ansicht, dass die Raubtiere höher stehen als die Huftiere. In dieser Gruppe finden wir ferner auch die Equidae und die höchst cerebralisierten unter den Artiodactylen, die Giraffidae und die Cervidae. Hierher gehören aber auch die Wasserraub-

tiere und die Wale, die die Indexwerte des Menschen beinahe erreicht haben.

Bei der Beurteilung einer Form nach ihren Indexwerten ist besonders das Verhältnis von Neopallium-Index und Riechhirn-

Niedrige Organisation ohne Spezialisierung, niedere Cerebralisation.				
Muridae	1,92	0,628	0,608	1,28
Erinaceidae . . .	0,772	1,82	0,573	1,00
Niedrige Organisation, spezialisiert, niedere Cerebralisation.				
Edentata	2,82	3,80.	1,74	2,74
Niedrige Organisation ohne Spezialisierung, rel. hohe Cerebralisation.				
Sciuridae	5,23	0,84	1,76	3,34
Hystricom. . . .	6,30	1,20	1,67	2,70
Hohe Organisation, viele primäre Merkmale, hohe Cerebralisation.				
Ursidae	23,3	2,17	5,10	4,65
Tylopoda	23,1	1,58	4,34	5,15
Homo	170,0	0,23	25,7	10,0
Hohe Organisation, relativ niedere Cerebralisation.				
Bovidae.	20,1	1,44	3,17	4,63
Hohe Organisation, hohe Cerebralisation.				
Felidae	18,4	1,08	3,29	4,02
Equidae	32,3	1,65	5,34	6,82
Giraffidae	29,5	1,66	3,89	4,57
	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.

Index, dann aber auch dasjenige von Neopallium-Index und Stammrest-Index wichtig. Die Ausbildung des Stammrestes ist ja einerseits mit der Entfaltung des Neopalliums eng verknüpft, durch das Wachstum des Neopalliums bedingt, denn der Stammrest enthält grosse Teile der Neuhirnbahnen. Anderseits aber ist der Stammrest Repräsentant vegetativen Geschehens. Wir wissen nun, dass gewisse vegetative Zentren in der aufsteigenden Säugerreihe abnehmen. Von zwei Formen mit gleich grossem Neopallium-Index ist also diejenige mit dem kleineren Stammrest-Index als höher stehend zu bewerten.

Unsere Liste liesse sich beliebig erweitern, doch hoffe ich, an Hand dieser wenigen Beispiele gezeigt zu haben, dass die quantitative Erfassung des Cerebralisationsgrades in der Indexformel uns die Möglichkeit zur objektiven Bestimmung qualitativer Unterschiede bietet. Die Indexformel ist ein Ordnungskriterium, das in hohem Masse einen Beitrag zur differenzierenden Untersuchung grosser systematischer Einheiten zu leisten im Stande ist.

LITERATURVERZEICHNIS

1897. Dubois, E. Soc. Anthrop. Paris. Sér. 4, *8*.
1924. Franz, V. *Die Geschichte der Organismen*. Jena.
1907. Lapicque, L. Soc. Anthrop. Paris. Sér. 5, *8*.
1942. Portmann, A. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. Suisse Zool. 49.
1948. Wirz, K. *Zur quantitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren*. Acta Anatomica V.